

# Per què hi ha formigues del Montgrí (Girona) que no es troben a l'illa Meda Gran

Xavier Espadaler<sup>1</sup> i David Suñer<sup>2</sup>

1. Universitat Autònoma de Barcelona. Departament de Biologia Animal, de Biologia Vegetal i d'Ecologia. 08193 Bellaterra (Barcelona). Spain
2. Universitat de Girona. Departament de Ciències Ambientals. Plaça Hospital, 6. 17001 Girona. Spain

## Resum

Després de comparar les poblacions de formigues del Montgrí i de l'illa Meda Gran, s'intenta explicar l'absència d'algunes espècies a l'illa. El gènere *Myrmica* i *Crematogaster scutellaris* no hi troben biotops ni llocs de nidificació adequats; *Aphaenogaster senilis*, *Cataglyphis piliscapus* i *Linepithema humile* en serien absents a causa de la disseminació terrestre dels propàguls. Algunes espècies de *Messor*, *Aphaenogaster*, *Camponotus* i, potser, *Goniomma*, en serien absents per exclusió competitiva. No podem suggerir cap raó biològica per l'absència de *Formica* i *Tetramorium*.

**Paraules clau:** formigues, colonització, dispersió, Península Ibèrica, illa.

## Abstract. Why are some ant species absent from the Meda Gran island?

After comparing the ant species from the Montgrí massif and the nearby Meda Gran island we propose some hypothesis for the absence of some species from the island. Differential colonizing capacity of propagules explains why *Myrmica* spp. and *Crematogaster scutellaris* cannot establish themselves (humid spots and trees, respectively). *Aphaenogaster senilis*, *Cataglyphis piliscapus* and *Linepithema humile*, though could actually inhabit the island, are prevented to reach the land due to the terrestrial mode of propagule dispersal. Competitive exclusion would explain the absence of some *Messor*, *Aphaenogaster*, *Tapinoma*, *Camponotus* and, perhaps, *Goniomma* species. We cannot provide any biological hypothesis for the absence of *Formica* and *Tetramorium*.

**Key words:** ants, colonization, dispersal, Iberian Peninsula, island.

## Introducció

Les illes han estat considerades com a laboratoris naturals on es poden estudiar processos de colonització, especiació, competència interespecífica i intraespecífica, etc. (Begon i altres, 1986; Pianka, 1982; Margalef, 1984). A partir del tre-

ball de MacArthur & Wilson (1967), on es proposa una formalització de la manera de veure i comprendre les qüestions biogeogràfiques referents a illes, es produeix una veritable explosió de reculls de dades, interpretacions i reinterpretacions fetes a la seva llum. Tota mena de grups biològics, fins i tot fòssils (Alcover i altres, 1981) han estat emprats com a exemple i/o contrast per aquesta teoria. Encara que avui dia sigui criticada en certs aspectes (Williamson, 1981), és el marc formal més utilitzat on es poden interpretar les faunes i flores insulars.

Les formigues es consideren bones colonitzadores (MacArthur & Wilson, 1967) i han estat sovint estudiades en aquest context (Baroni Urbani, 1971; Goldstein, 1975; Pisarski i altres 1982; Espadaler & Rodà, 1984; Boomsma i altres, 1987). Un dels elements que sempre estan presents a l'hora de parlar de colonització es, òbviament, la font d'on venen els propàguls. En les illes properes al continent és aquest el lloc que cal considerar, tot i que en arxipèlags s'hagi de tenir en compte la influència d'unes illes en unes altres, que poden actuar com a font secundària (*stepping stones*) de propàguls. Del nombre de propàguls que produeixen les espècies de la Meda Gran no se'n sap res; la seva època d'aparició és cap a mitjan estiu i principi de tardor.

Les dades aconseguides sobre les espècies que es troben al massís del Montgrí (Suñer, 1991) han ofert l'oportunitat d'avaluar la similitud de faunes entre el Montgrí i l'illa Meda Gran. És clar que hi ha menys espècies en l'illa que al continent proper, fenomen ja prou conegut (MacArthur & Wilson, 1967), però aquest empobriment quantitatiu, és només una qüestió estadística, o bé hi ha algun factor biològic que intervingui en la composició qualitativa de la llista d'espècies? Ens demanem, en concret, si hi ha alguna explicació per l'absència de les espècies que es troben al Montgrí i manquen a la Meda Gran.

## Material i mètodes

L'inventari de les espècies de formigues que es troben a la Meda Gran s'ha tret d'Espadaler & Rodà (1984), al qual s'hi han afegit dues espècies, *Leptothorax rabaudi* Bondroit i *Lasius niger* (L.), prèviament omeses. No es coneix cap dada referent a les espècies de la Meda Xica. La Meda Gran té 0.19 km<sup>2</sup> de superfície, 79 m d'alçada màxima i es troba a 900 m de la costa de Girona. Si bé s'ha suggerit que antigament hi hagueren comunitats forestals denses (Bolòs & Vigo, 1984), actualment la major part de sòl està coberta per comunitats nitròfiles; als penya-segats s'hi troba vegetació halòfila i hi ha petit biòtops amb fenassars i gramenets sabanoides. Pel que fa al Montgrí, s'ha considerat, en un sentit ampli, la zona que comprèn el massís i la línia de costa que hi ha enfront de les Medes. A efectes pràctics, la zona delimitada pel Ter i la carretera de Torroella a l'Escala (uns 65 km<sup>2</sup>). Pels anys 1969 a 1980, la temperatura mitjana anual a l'Estartit era de 14.7 °C i la pluviositat d'uns 600 mm (Pascual & Fios, 1984). A les dades de Suñer (1991) cal afegir-hi *Formica gerardi* Bondroit, trobada recentment a la capçalera de la vall de Santa Caterina.

## Resultats

A la taula 1 es mostren les espècies que es troben al Montgrí i a la Meda Gran.

**Taula 1.** Coneixement actual de les formigues del Montgrí i de la Meda Gran (\* = presència; - = absència).

Espècie	Montgrí	Meda Gran
<i>Myrmica aloba</i> Forel, 1919	*	-
<i>M. specioides</i> Bondr., 1918	*	-
<i>M. rubra</i> (L., 1758)	*	-
<i>Aphaenogaster dulcinea</i> Santschi, 1919	*	*
<i>A. gibbosa</i> (Latr., 1798)	*	-
<i>A. senilis</i> Mayr, 1853	*	-
<i>Messor barbarus</i> (L., 1767)	*	-
<i>M. bouvieri</i> Bondr., 1918	*	*
<i>M. capitatus</i> (Latr., 1798)	*	-
<i>M. structor</i> (Latr., 1798)	*	-
<i>Goniomma blanci</i> (André, 1881)	*	-
<i>Pheidole pallidula</i> (Nyl., 1848)	*	*
<i>Crematogaster scutellaris</i> (Ol., 1791)	*	-
<i>C. auberti</i> Emery, 1869	*	*
<i>C. sordidula</i> (Nyl., 1848)	*	*
<i>Solenopsis</i> sp.	*	*
<i>Leptothorax recedens</i> (Nyl., 1856)	*	*
<i>L. lichtensteini</i> Bondr., 1918	-	*
<i>L. niger</i> Forel, 1894	*	*
<i>L. rabaudi</i> Bondr., 1918	-	*
<i>L. berlandi</i> Bondr., 1918	*	-
<i>L. racovitzae</i> Bondr., 1918	*	*
<i>L. specularis</i> Emery, 1898	*	-
<i>Tetramorium semilaeve</i> André, 1881	*	-
<i>T. caespitum</i> (L., 1758)	*	-
<i>T. hispanicum</i> Emery, 1909	*	-
<i>Linepithema humile</i> Mayr, 1868	*	-
<i>Tapinoma nigerrimum</i> (Nyl., 1886)	*	*
<i>T. erraticum</i> (Latr., 1798)	*	-
<i>Plagiolepis pygmaea</i> (Latr., 1798)	*	*
<i>Lasius niger</i> (L., 1758)	*	*
<i>L. alienus</i> (Först., 1850)	*	-
<i>L. flavus</i> (Fab., 1781)	*	-
<i>Camponotus cruentatus</i> (Latr., 1802)	*	-
<i>C. sylvaricus</i> (Ol., 1791)	*	*
<i>C. pilicornis</i> Roger, 1859	*	-
<i>C. foreli</i> Emery, 1881	*	*
<i>C. aethiops</i> (Latr., 1798)	*	-
<i>C. lateralis</i> (Ol., 1791)	*	*
<i>C. piceus</i> (Leach, 1825)	*	-
<i>Cataglyphis piliscapus</i> (Forel, 1901)	*	-
<i>Formica subrufa</i> Roger, 1859	*	-
<i>F. gerardi</i> Bondr., 1917	*	-
<i>F. cunicularia</i> Latr., 1798	*	-
<i>F. rufibarbis</i> Fab., 1793	*	-

**Taula 2.** Distribució en gèneres de les espècies actuals del Montgrí i la Meda Gran. Nombre de gèneres amb 1 a 7 espècies i nombre d'espècies per gènere.

	1	2	3	4	5	6	7	sp/gen
Montgrí	6	1	5	2	1	0	1	2.6
Meda Gran	7	1	1	0	1	0	0	1.7

A la taula 2, la distribució de les espècies en gèneres. Té lloc una disminució en el nombre mitjà d'espècies per gènere. És delicat avaluar estadísticament si la distribució d'espècies en gèneres a la Meda Gran s'ajusta a l'esperada segons la que hi ha al Montgrí, ja que la major part dels valors són molt baixos i no trobem que sigui del tot correcte agrupar classes a fi de fer pujar aquests mínims. Hi ha dues espècies a la Meda Gran (*Leptothorax lichtensteini* Bondroit i *Leptothorax rabaudi* Bondroit) que no s'han trobat al Montgrí; pensem que el nombre reduït d'individus a la societat i la seva mida petita ha fet passar desapercebudes aquestes espècies i que tard o d'hora es trobaran al Montgrí.

## Discussió

L'absència de determinades espècies a la Meda Gran té una explicació biològica altament probable, mentre que per a d'altres és més especulativa. Per aquestes darreres som conscients que són raons adduïdes *a posteriori* i que cal prendre-les com a hipòtesis de treball. Proposem quatre tipus d'argumentació.

### *Absència del microhàbitat pertinent*

*Myrmica specioidea* Bondr., *M. alba* Forel i *M. rubra* (L.). El gènere *Myrmica* té una distribució holàctica i, en la zona meridional, és característic de zones herboses amb un grau elevat d'humitat (Bernard, 1968). Aquest microhàbitat no es troba a la Meda Gran; en cas d'arribada de femelles, aquestes no s'hi poden establir. *Crematogaster scutellaris* (Ol.) és arborícola i els arbres són extremament escassos a l'illa (Bolòs & Vigo, 1984). Per aquests dos casos no es nega la possibilitat de dispersió, però sí que afirmem la impossibilitat de colonització.

### *Manera com es dispersen els propàguls*

Aquí són raons de caire biològic les que, tot i que no demostren el perquè de l'absència, fan veure la gran dificultat que té la seva dispersió (no la colonització).

Les colònies d'*Aphaenogaster senilis* Mayr es reproduïxen sense vol nupcial, per fissió de la colònia i desplaçament de les femelles per terra (Ledoux, 1971). Les ales de la femella no són funcionals. Això fa impossible una arribada per l'aire a l'illa. *Cataglyphis piliscapus* Bondr. és un cas similar. Tampoc no hi ha un eixam sinó una carrera nupcial i les femelles no volen mai (Querard, 1985). *Linepithema humile* Mayr, que és una espècie al·lòctona (formiga argentina), ha envaït la costa mediterrània durant el segle XX. També es caracteritza per l'absència de vol nupcial (Passera & Keller, 1988).

*Exclusió competitiva*

Diferents autors (MacArthur & Wilson, 1967; Baroni Urbani, 1974) han demostrat l'existència de la denominada exclusió competitiva en formigues d'illes, és a dir, la no coexistència d'espècies properes a causa d'una competició per recursos diversos (bàsicament, llocs de nidificació i aliment), particularment en illes petites. S'ha detectat una disminució del nombre d'espècies per gènere en illes petites en artròpodes, aus i plantes vasculars (MacArthur & Wilson, 1967), encara que les dades es poden interpretar com a simple qüestió de mostra aleatòria (Williamson, 1981). Tot i tenir en compte aquestes explicacions alternatives, el fenomen de la competició s'ha de considerar com a possibilitat, ja que aquesta pot ser important al medi insular.

La competició entre espècies properes de formigues ha estat ben estudiada per Bernstein (1979a), Bernstein & Gobbel (1979), Davidson (1977, 1985), Davidson i altres, (1980) i Buckley (1982), entre altres. En la major part d'estudis es relaciona la competició amb els llocs de nidificació i/o el tipus d'alimentació de les espècies. A les illes, i causa de l'empobriment en espècies, es pot donar el que s'anomena «alliberament ecològic» (*ecological release*; MacArthur & Wilson, 1967) però sovint paral·lel a un alliberament de caràcter (*character release*; Pianka, 1982), fenomen contrari al desplaçament de caràcter (Begon i altres, 1984). Això es tradueix en una variació morfològica, per un caràcter determinat, més acusada en una població que viu en una illa que no pas si visqués conjuntament amb altres espècies properes. Bernstein (1979b) i Davidson (1978) demostren un increment de la variabilitat en la mida per espècies de *Formica* i *Messor* (mencionat com a *Veromessor*) quan no hi ha més formigues competidores i, implícitament, l'espectre tròfic en resulta ampliat.

Pel gènere *Messor*, Baroni Urbani (1978) proposa que, per illes de l'arxipèlag toscà, d'entre les quatre espècies de *Messor* que hi ha, la primera que arriba a una illa monopolitza els biotops favorables. El factor atzar (qui arriba primer?) considerat conjuntament amb la competició, pot explicar l'absència d'algunes espècies a la Meda Gran. Així, els casos de *Messor spec. vs. M. bouvieri* Bondroit, *Aphaenogaster gibbosa* (Latr.) vs. *Aphaenogaster dulcinea* Santschi, *Tapinoma erraticum* (Latr.) vs. *Tapinoma nigerrimum* Nyl., *Camponotus cruentatus* (Latr.) + *Camponotus aethiops* (Latr.) + *Camponotus pilicornis* (Roger) vs. *Camponotus sylvaticus* (Ol.) + *Camponotus foreli* Emery (espècies grans) i *Camponotus piceus* (Leach) vs. *Camponotus lateralis* (Ol.) (espècies petites) podrien representar exemples (que cal demostrar encara!) d'aquesta exclusió competitiva. Un argument similar ha estat suggerit per formigues de les illes Frísies (Boomsma i altres, 1987) i les dels manglars de Florida (Cole, 1983).

*Goniomma*, pel fet de ser granívora, podria ser un cas similar. Com que no hi ha dades concretes de la biologia per *G. blanci* (André), es fa difícil concretar-ne gaire aspectes més.

*Extinció molt més elevada que la immigració*

Aquesta possibilitat, especialment aplicable a les espècies que poden volar, no es pot descartar que intervingui sola o conjuntament amb altres explicacions en la composició actual del poblament de formigues de la Meda Gran. Si la taxa d'extinció

(mort de les femelles fecundades o dels nius incipients) és més elevada que la d'immigració, tot i que de tant en tant es puguin trobar determinades espècies, mai no s'establirien definitivament a l'illa.

Sobre l'absència de *Tetramorium* i *Formica* no en podem oferir cap explicació biològica. Pel que fa a l'origen de les espècies actuals a la Meda Gran, hom pot prendre dues posicions:

1. Pensar que la Meda Gran ha estat buida en algun moment i considerar que les espècies que l'han colonitzat ho han fet a partir del Montgrí, ajudades per la tramuntana o pel mestral (Pascual & Flos, 1984). En efecte, Baroni Urbani (1971) considera que les formigues tenen una dispersió passiva i aèria i Duelli i altres, (1989) demostren que els mascles d'algunes espècies de *Myrmica* i *Lasius* poden arribar fins a 150 m d'alçada en l'aire; les femelles, força més pesades, arriben només fins a 70 m. Una hipòtesi alternativa, suggerida per MacArthur & Wilson (1967) és que el component direccional de la dispersió és poc important, subjecte a variació (orientació voluntària dels propàguls) i que es pot no tenir en compte. No coneixem cap treball on s'estudiï finament la dispersió de les femelles a l'hora de l'eixam i la direcció final un cop fecundades.
2. Considerar que les espècies actuals o unes altres —no cal necessàriament que siguin les mateixes— hi són des que les illes Medes estaven encara unides al continent, fa uns deu mil anys (Riba, 1981) i que el poblament actual és el resultat d'aquell inicial, modificat pels possibles canvis causats per a colonitzacions posteriors.

Ens sembla més real la segona possibilitat. Les dues posicions no són necessàriament excloents, tal com proposen Pickett & McDonnell (1989) per a la vegetació: «If a site becomes available, and if species are differentially available, and if species perform differentially at that site, then vegetation structure or composition will change through time». Creiem que aquesta afirmació es pot aplicar perfectament a les formigues de la Meda Gran. Potser d'aquí uns quants anys s'hi trobaran gèneres com ara *Tetramorium* i *Formica*.

### Agraïments

Al Dr. J. Rossell pel seu ajut en precisar un moment geològic. Aquest treball ha sigut realitzat en el marc del projecte PB87-0397 de la DGICYT i ha rebut el suport de la Caixa de Sabadell i de la Diputació de Girona.

### Bibliografia

- Alcover, J.A.; Moya-Solà, S.; Pons-Moyà, J. 1981. Les quimeres del passat. Moll. Barcelona.
- Baroni Urbani, C. 1971. Studien zur Ameisenfauna Italiens. XI. Die Ameisen des Toskanischen Archipels. Rev. suisse Zool. 78: 1037-1067.
- 1974. Compétition et association dans les biocénoses des fourmis insulaires. Rev. suisse Zool. 81: 103-135.
- 1978. Analyse de quelques facteurs autécologiques influençant la microdistribution des fourmis dans les îles de l'archipel toscan. Mitt. schweiz. ent. Gess. 51: 367-376.
- Begon, M.; Harper, J.L.; Townsend, C.R. 1984. Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell. Oxford.

- Bernard, F. 1968. Les fourmis (Hymenoptera, Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. Masson. Paris.
- Bernstein, R.A. 1979a. Evolution of niche breadth in populations of ants. *Amer. Natur.* 114: 533-544.
- 1979b. Morphological variability of ants on and around Devil's tower. *Amer. Midl. Nat.* 104: 185-188.
- Bernstein, R.A.; Gobbel, M. 1979. Partitioning of space in communities of ants. *J. Anim. Ecol.* 48: 931-942.
- Bolós, O.; Vigo, J. 1984. Flora vascular i vegetació de les illes Medes. I.E.C. Arx. Sec. Ciències 73: 131-208.
- Boomsma, J.J.; Mabelis, A.A.; Verbeek, M.G.M. Los, E.C. 1987. Insular biogeography and distribution ecology of ants on the Frisian islands. *J. Biogeogr.* 14: 21-37.
- Cole, B.J. 1983. Assembly of mangrove ant communities: patterns of geographical distribution. *J. Anim. Ecol.* 52: 339-347.
- Davidson, D.W. 1977. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58: 711-724.
- 1978. Size variability in the worker caste of a social insect (*Veromessor pergandei* Mayr) as a function of the competitive environment. *Amer. Natur.* 112: 523-532.
- 1985. An experimental study of diffuse competition in harvester ants. *Amer. Natur.* 125: 500-506.
- Duelli, P.; Näf, W.; Baroni Urbani, C. 1989. Flughöhen verschiede ner Ameisenarten in der Hochrheinebene. *Mitt. Schweiz. ent. Ges.* 62: 29-35.
- Espadaler, X.; Rodà, F. 1984. Formigues de la Meda Gran. I.E.C. Arx. Sec. Ciències 73: 245-254.
- Goldstein, E.L. 1975. Island biogeography of ants. *Evolution* 29: 750-762.
- Ledoux, A. 1971. Un nouveau mode de bouturage de société chez la fourmi *Aphaenogaster senilis* Mayr. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, 277: 2199-2200.
- MacArthur, R.H.; Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. Princeton.
- Margalef, R. 1984. Introducció general. I.E.C. Arx. Sec. Ciències 73: 29-42.
- Pascual, J.; Flos, J. 1984. Meteorologia i oceanografia. I.E.C. Arx. Sec. Ciències 73: 75-114.
- Passera, L.; Keller, L. 1988. L'évolution des réserves énergétiques chez les ouvrières et les sexués de la fourmi d'Argentine (*Iridomyrmex humilis*) (Mayr): une stratégie en relation avec le mode de fondation des sociétés. *Act. Coll. Ins. Soc.* 4: 119-125.
- Pianka, E.R. 1982. Ecología evolutiva. Omega. Barcelona.
- Pickett, S.T.A.; McDonnell, M.J. 1989. Changing perspectives in community dynamics: a theory of successional forces. *Trends Ecol. Evol.* 4: 241-245.
- Pisarski, B.; Vepsäläinen, K.; Ranta, E.; As, S.; Haila, Y.; Pontin, A.J. 1963. Further considerations of competition and the ecology of the ants *Lasius flavus* (F.) and *Lasius niger* (L.). *J. Anim. Ecol.* 32: 565-574.
- Riba, O. 1981. Canvis de nivell i de salinitat de la Mediterrània occidental durant el Neogen i el Quaternari. *Treb. Inst. Cat. Hist. Nat.* 9: 45-62.
- Suñer, D. 1991. Contribució al coneixement mirmecològic de Gavarres, Montgrí, Guàrdies i la Serralada Transversal. Tesis, Universitat Autònoma de Barcelona.
- Tiainen, J. 1982. A comparison of two methods of sampling island ant communities. *Ann. ent. Fenn.* 48: 75-80.
- Quérard, L. 1985. Reproduction et exploitation de l'habitat chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Fonse.). DEA Universitat de Tours.
- Williamson, M. (1981). Island populations. Oxford University Press. Oxford.